第 37 卷 第 2 期　　昆 虫 学 报　　Vol. 37, No. 2
1994 年 5 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　May, 1994

草原蝗虫营养生态位的研究*

康 乐　　陈永林
（中国科学院动物研究所，北京 100080）

摘要　本文采用嗉囊内含物显微分析技术系统地研究了内蒙古典型草原蝗虫的选食特性和食物利用谱。根据 11 种蝗虫嗉囊内含物分析的结果，定量地研究了蝗虫的营养生态位以及生态位的重叠和宽度。11 种蝗虫依据生态位分化的特点，被划分为 5 个不同的营养需求类群：禾草取食者、禾草-杂草取食者、杂草-禾草取食者、杂草取食者和杂食者。作者通过对蝗虫食性及生物量的研究，提出了蝗虫潜在严重值和实际严重值的概念和计算方法，也就蝗虫在草原生态系统中的相互作用关系及共存关系进行了讨论。

关键词　蝗虫　生态位　食性选择　资源利用和分化　草原生态系统

在世界大部分温带草原，蝗虫是草原生态系统中最重要的植食性无脊椎动物和初级消费者（Rodell, 1977）。多种蝗虫在草原生态系统中共存并分享资源，构成了蝗虫种间相互作用最重要的生态学关系。昆虫的时间、空间及数量结构动态要依靠充足的食物资源去实现。动物对食物资源的利用一方面表现在对其自身的营养需求，另一方面反映它在生态系统中所处的营养层(地位)和功能。生态位的定义从最初指物种最小分布单位，到 Elton（1927）确定为有机体在其群落中的机能作用和地位、以及最近把生态位越来越与资源利用谱等同（Pianka, 1976），说明生态位概念的发展把重点放在资源利用上。所以，营养生态位是指动物对其食物资源能够实际和潜在占据、利用或适应的部分。在概念上与 Elton（1927）的食物生态位、Bradshaw（1969）的营养生态位和 Snow, B. K. 和 D.W. Snow（1972）的取食生态位相类似。分析草原蝗虫的营养生态位，对于了解蝗虫群落的结构以及多样性和稳定性都有重要意义。

许多研究蝗虫营养生态位的工作（Hansen and Ueckert, 1970; Ueckert and Hansen, 1971; Rogers and Uresk, 1974; Sheldon and Rogers, 1978 等）都试图从草原蝗虫在食物资源利用的重叠和分化来解释竞争和共存关系，事实上发现草原蝗虫在食物资源利用上非常复杂。国内在该研究领域尚未见到系统研究报道。

蝗虫食性分析是研究其营养生态位的基础。长期以来，直翅目昆虫的食性分析被以多种手段和技术研究过。最常见的方法包括罩笼条件下蝗虫取食习性的观查（Isely, 1941、1944、1946; Gangwere, 1961; 李鸿昌等，1983、1985）、口器结构适应性分析（Isely, 1946, Chapman, 1946, Gangwere, 1965）、消化道形态学研究(Gangwere, 1966, Tyrkus, 1971)以及蝗虫粪便形态特征分析(Gangwere, 1961、1962、1969; Tyrkus and Gangwere, 1970)。上述这些方法和技术，只能将蝗虫的食性做大致的划分和归类（Nelson and Gangwere, 1981)。Isely 和 Alexander（1949）首先提出了直翅目昆虫嗉囊内含物(食

本文于 1991 年 11 月收到。
* 本项研究为中国科学院"八五"重点研究项目，亦为国家自然科学基金委员会和中国科学院内蒙古草原生态系统定位站资助项目。

囊)显微分析技术,这一方法后由 Mulkern 和 Anderson 等(1962)、Gangwere(1961)、Mulkern 等(1962、1969)、Ueckert(1968)以及 Gangwere (1981)等进一步完善,为研究直翅目昆虫的选食习性和行为提供了快速、准确和有效的方法。康乐(1990)、康乐和陈永林(1992a)首先采用这一技术研究了我国草原蝗虫的食性并编制了蝗虫食料植物叶片表皮显微结构检索表。

本文拟通过蝗虫嗉囊内含物显微分析技术来研究内蒙古典型草原蝗虫的营养(食物)生态位,阐述蝗虫种间在草原生态系统中共存和竞争的关系。确定和测计多种资源的重迭和定量地评价生态位的差异,对于恰当地估计资源的分化是很必要的(Horn, 1966; MacArthur and Levins, 1967; Schoener, 1970)。

材 料 和 方 法

(一)研究地概况 本项研究是在中国科学院内蒙古草原生态系统定位站进行的。该站设在内蒙古锡林郭勒盟白音锡勒牧场境内,位于北纬 43°26′—44°08′、东经 116°04′—117°05′,面积 3730 平方公里。这里地处内蒙古高原中部与大兴安岭南段西侧山地遥相接触地带,海拔 1000—1400 米。在植被区划上属蒙新干草原和荒漠区的干草原带东蒙高原干草原省。年平均温度−0.4℃,≥5℃的积温 2138.0 日度,年平均降雨量 322.8mm。土壤为栗钙土。本文所研究的草原生态系统包括两种植被类型,即羊草草原(*Aneurolepidium chinense* Steppe)和大针茅草原(*Stipa grandis* Steppe)。除了上述两种优势种植物外,该地区植被中还伴生有大量的中、旱生禾草和杂类草,如冰草(*Agropyron cristatum*)、落草(*Koeleria cristata*)、糙隐子草(*Cleistogene squarrosa*)、知母(*Anemarrhena asphodeloides*)、菊叶委陵菜(*Potentilla tanacetifolia*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、变蒿(*Artemisia commutata*)、麻花头(*Serratula centauriodes*)、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)和扁蓿豆(*Pocockia ruthenica*)等。

(二)蝗虫取样及嗉囊分析技术 在 1988 和 1989 年 5 月至 9 月间,采用 Evans 等(1983)所介绍的扫网法在上述两种植物群落中取样,每 5 天取样一次。扫在网中的蝗虫立即投入盛有 70% 酒精的塑料瓶中,以备嗉囊分析之用。

蝗虫嗉囊分析技术参照 Mulkern 和 Anderson 等(1959,1962,1964)的方法。首先将羊草草原和大针茅草原中相对频度在5%以上的植物叶表皮细胞制成标准玻片,将蝗虫嗉囊内含物涂于另外的玻片上,加盖玻片镜检,用标准玻片对照鉴定,统计嗉囊中植物种类和每种植物在某种蝗虫嗉囊中的相对频度。每种蝗虫需解剖 150—200 头。

(三)营养生态位的计算 在蝗虫生态学研究中,生态位的宽度和生态位重叠的计算公式常采用 Levins(1968)所提出的公式(Joern, 1982):

$$B = 1 \Big/ \sum_{i=1}^{S} P_i^2(S) \tag{1}$$

式中,B:生态位宽度;P_i:生物体在资源状态 i 的概率;S:资源集合中的总单元数。

$$a_{ij} = \sum_{i=1}^{n} P_{ik} P_{jk}(B_i) \tag{2}$$

式中,a_{ij}:物种 i 对物种 j 的生态位重叠;P_{ik} 和 P_{jk}:分别是第 i 和第 j 物种在资源

集第 h 个单元中的比例。B_i:物种 i 的生态位宽度。

因为在大部分自然群落中，资源并不是相等丰盛的，所以使用式(1)可能会出现象 Hurlbert (1978) 和 Petraitis (1979) 所认为的那种不足,但该指数倾向于"低估"稀有事件可能是一个优点 (Southwood 1978)。式(2)计算的生态位重叠具有方向性，即 i 种对 j 种的重叠不等于 j 种对 i 种的重叠，从公式中看这是由于 i 种和 j 种的生态位宽度所决定的,这在理论上和实践上都是合理的。

结 果 与 讨 论

从羊草和大针茅两个植物群落中,共采集到 11 种蝗虫,分析蝗虫嗉囊 1872 个。每种蝗虫的发生数量及其地位参见康乐(1990)、康乐和陈永林(1992b)的研究。

表 1 样地中捕获的蝗虫种类及其地位

蝗虫种类	学 名	学名缩写	数量地位
狭翅雏蝗	*Chorthippus dubius* (Zub.)	CDZ	主导种
宽须蚁蝗	*Myrmeleotettix palpalis* (Zub.)	MPZ	优势种
毛足棒角蝗	*Dasyhippus barbipes* (F.-W.)	DBF	优势种
鼓翅皱膝蝗	*Angaracris barabensis* (Pall.)	ABP	亚优势种
小翅雏蝗	*Chorthippus fallax* (Zub.)	CFZ	亚优势种
褐色雏蝗	*Chorthippus brunneus* (Thunb.)	CBT	附属种
亚洲小车蝗	*Oedaleus decorus asiaticus* B.-Bienko	ODA	附属种
白边雏蝗	*Chorthippus albomarginatus* (De Geer)	CAD	稀少种
短星翅蝗	*Calliptamus abbreviatus* Ikonn.	CAI	稀少种
条纹鸣蝗	*Mongolotettix japonicus vittatus* (Uv.)	MJV	稀少种
红腹牧草蝗	*Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.)	OHC	稀少种

(一) 草原蝗虫食物利用谱 11 种蝗虫的嗉囊内含物分析结果如表 3 所示，11 种蝗虫的食物利用谱中包括了 31 种高等植物和一类真菌及螨类。这些植物大部分是典型草原的主要建群种。其中蝗虫最喜食的植物是一些禾本科牧草,尤其对羊草最为喜食,几乎这 11 种蝗虫均有取食，其次是糙隐子草、落草和大针茅。对菊科、百合科和毛茛科植物喜食程度较高，如双齿葱 (*Allium bidentatum*)、冷蒿和变蒿、菊叶委陵菜和星毛委陵菜 (*Potenlilla acaulis*)。而对豆科植物的喜食程度不高，对于个别其它种类杂类草的喜好仅限于个别种类。

从家畜对牧草的采食等级(北京农业大学,1982)分析,蝗虫的食料植物中有一半以上(15 种)是家畜最喜欢采食(5级和4 级)的优良牧草,较喜采食的有 5 种,家畜不采食的有 3 种。从蝗虫食物利用谱来分析，一方面可以看出蝗虫利用食物资源的广泛性(植物、微生物和节肢动物),另一方面也可以看出蝗虫与家畜在利用食物资源方面存在的竞争。一旦蝗虫大暴发,对家畜的食物资源肯定会造成严重的威胁。

(二) 草原蝗虫生态位宽度及重叠　从表 3 中蝗虫利用的食物种类看，11 种蝗虫利用的食物种类数在 12—26 种之间,条纹鸣蝗 (MJV) 利用的食物种类数最多 (26 种),亚洲小车蝗 (ODA) 利用的食物种类数最少 (12 种)。 利用 12—14 种食物种类的蝗虫有 6 种，17—18 种食物种类的蝗虫有 4 种。 可见大部分蝗虫仅利用 13—17 种食物。红腹牧草蝗 (OHC) 除利用 12 种食料植物之外,还能利用小型节肢动物 (占总食物的 20%) 和真菌*。

根据表 3 所计算的蝗虫营养生态位宽度见表 2。 从总体上看,这 11 种蝗虫的营养生态位宽度是有限的(<0.30),大部分种类的生态位宽度差异不大 (0.1171—0.1691), 生态位宽度值最大的是条纹鸣蝗 (MJV), 这与其利用食物种类数是一致的。 生态位宽度值最小的是白边雏蝗 (CAD)、毛足棒角蝗 (DBF) 和短星翅蝗 (CAI)。另外,主导种、优势种和亚优势种蝗虫的营养生态位并不很宽,而较宽的是那些附属种或稀少种,象狭翅雏蝗 (CDZ) 和宽须蚁蝗 (MPZ) 等优势种类营养生态位宽度居中。

表 2　蝗虫营养生态位宽度

种类 / 生态位	CAI	ODA	ABP	OHC	DBF	MPZ	CDZ	CBZ	CFZ	CAD	MJV
生态位宽度	0.0995	0.1171	0.1324	0.2367	0.0906	0.1350	0.1507	0.1293	0.1691	0.0659	0.2999

表 4 是 11 种蝗虫营养生态位重叠值,在 11 种蝗虫之间生态位或多或少都有重叠,其中狭翅雏蝗 (CDZ) 除与主要取食蒿类的短星翅蝗 (CAI)、鼓翅皱膝蝗 (ABP) 及杂食者红腹牧草蝗 (OHC) 重叠值较小外,与其它种蝗虫都有较大程度的重叠,类似的情况在宽须蚁蝗 (MPZ)、毛足棒角蝗 (DBF) 和小翅雏蝗 (CFZ) 中也都存在。 短星翅蝗 (CAI)、鼓翅皱膝蝗 (ABP) 和白边雏蝗 (CAD) 因营养生态位较狭窄, 所以,它们对别的种的重叠很少(左下半部矩阵),其它种对这三种蝗虫的重叠值也很小(右上半部矩阵)。相反,条纹鸣蝗 (MJV) 因营养生态位很宽,它对其它种的重叠较大 (右上半部最后一纵列),而其它种对它的重叠则相对较小(左下半部最下一行)。

(三) 蝗虫的食性指数及其严重值

表 5 中禾-杂系数 (Grass-Forb Index, GFI)、植物特化系数 (Plant Specificity Index, PSI) 和植物价值系数 (Plant Value Index, PVI) 是根据 Mulkern 等(1969)的方法计算的。 按照禾-杂系数 (GFI)** 的计算结果划分,内蒙古典型草原的 11 种蝗虫

* 红腹牧草蝗 (*Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.)) 的嗉囊内含物镜检结果含有螨类器官及真菌菌丝,其含量达 20% 和 2.0%,在本种蝗虫系首次发现。在世界其它地区的蝗虫中也有类似发现,如: *Brachystola magna* (Girard)、*Arphia* sp. 和 *Cordillacris occipitalis* (Thomas) (Mulkern, G. B., Pruess, K. P., Knutson, H. ,et al., 1969)。

** Mulkern 等(1969)提出的禾-杂系数划分方法:

a. 杂草-禾草取食者: GFI 在 0.75—0.26 之间。

b. 混合取食者: GFI 在 0.25——0.25 之间。

c. 禾草-杂草取食者: GFI 在—0.26——0.75 之间。

d. 禾草取食者: GFI 在—0.76——1.00 之间。

表 3 11种蝗虫嗉囊内含物显微分析结果*

植物种类 \ 蝗虫种类	短星翅蝗 CAI	亚洲小车蝗 ODA	鼓翅皱膝蝗 ABP	红腹牧草蝗 OHC	毛足棒角蝗 DBF	宽须蚁蝗 MPZ	狭翅雏蝗 CDZ	褐色雏蝗 CBZ	小翅雏蝗 CFZ	白边雏蝗 CAD	条纹鸣蝗 MJV	家畜采食等级
羊草 *Aneurolepidium chinense*	0.012	0.410	0.032	0.220	0.540	0.320	0.340	0.430	0.362	0.650	0.092	5
西伯利亚羽茅 *Achnatherum sibiricum*				0.080	0.092		0.030	0.018	0.018	0.096	0.014	4
冰草 *Agropyron cristatum*		0.120		0.020	0.140	0.041	0.120	0.110	0.112		0.064	5
糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*	0.006	0.200	0.010	0.040	0.016	0.230	0.092	0.054	0.064		0.035	4
落草 *Koeleria cristata*	0.004	0.094		0.120	0.082	0.072	0.180	0.105	0.039	0.004	0.232	5
硬质早熟禾 *Poa sphondylodes*		0.086		0.080	0.052			0.036	0.042		0.018	4
无芒雀麦 *Bromus inermis*									0.092	0.032	0.036	5
大针茅 *Stipa grandis*	0.003	0.140	0.014	0.040	0.041	0.120	0.086	0.050	0.094	0.094	0.013	4
羊茅 *Festuca ovina*				0.060			0.041		0.024		0.040	5
寸草苔 *Carex duriuscula*	0.010		0.008		0.021	0.210	0.009	0.051	0.098	0.016	0.044	4
日阴营 *C. pediformis*									0.002	0.098		0
双齿葱 *Allium bidentatum*	0.041	0.002	0.185		0.008	0.060	0.017	0.063	0.046		0.124	4
细叶鸢尾 *Iris tenuifolia*	0.007	0.004	0.032					0.036		0.016	0.043	2

冷蒿 *Artemisia frigida*	0.280	0.020	0.364		0.004	0.011	0.140	0.079	0.002		0.026	4
变蒿 *A. commutata*	0.452		0.203		0.001	0.003		0.018	0.045		0.013	4
黄蒿 *A. scoparia*				0.060			0.002		0.003			2
狗哇花 *Heteropappus altaicus*	0.054					0.004					0.013	3
麻花头 *Serratula centauroides*								0.026		0.063	0.039	3
小叶锦鸡儿 *Caragana microphylla*	0.008		0.004			0.004	0.006				0.031	2
乳白花黄芪 *Astragalus galactites*					0.021							3
多叶棘豆 *Oxytropis myriophylla*	0.004		0.002					0.016				2
草木樨 *Melilotus dentatus*								0.018				5
扁蓿豆 *Pocockia ruthenica*		0.004	0.006	0.020	0.005		0.004				0.013	4
菊叶委陵菜 *Potentilla tanacetifolia*	0.090	0.005	0.132	0.020	0.001		0.008		0.021	0.043	0.022	3
二裂委陵菜 *P. bifurca*						0.003				0.023	0.018	3
星毛委陵菜 *P. acaulis*	0.094	0.006	0.032	0.020	0.042	0.005	0.010				0.053	2
蒙古唐松草 *Thalictrum supradecompositum*							0.008	0.026	0.043	0.033	0.039	1
猪毛菜 *Salsola collina*								0.054			0.013	0
柴胡 *Bupleurum chinensis*					0.018						0.006	0
防风 *Saposhnikovia divaricata*					0.015		0.002				0.004	1
瓦松 *Orostachys fimbriatus*							0.002			0.016	0.035	2
螨类 (Mites)				0.200								0
真菌 (Fungus)				0.020								0
可利用的食物种类数	14	12	13	14	17	13	18	17	17	13	26	

* 表中的数据系根据嗉囊内含物显微分析后计算的食料植物利用的相对频度

表 4 11 种蝗虫营养生态位重叠

蝗种 \ 重叠值 \ 蝗种	CAI	ODA	ABP	OHC	DBF	MPZ	CDZ	CBZ	CFZ	CAD	MJV
CAI		0.0016△	0.0287	0.0017	0.0012	0.0021	0.0071	0.0051	0.0055	0.0008△	0.0088
ODA	0.0014△		0.0034	0.0295*	0.0235	0.0278*	0.0308*	0.0287	0.0318*	0.0185	0.0237
ABP	0.0216	0.0030		0.0027	0.0021	0.0043	0.0103	0.0078	0.0059	0.0019	0.0136
OHC	0.0007	0.0146	0.0015		0.0133	0.0127	0.0168	0.0152	0.0165	0.0103	0.0174
DBF	0.0013△	0.0304*	0.0030	0.0346*		0.0268	0.0338*	0.0342*	0.0378*	0.0240	0.0256
MPZ	0.0015△	0.0241	0.0042	0.0222	0.0180		0.0245	0.0237	0.0782	0.0147	0.0228
CDZ	0.0047△	0.0239	0.0091	0.0264	0.0203	0.0220		0.0260	0.0266	0.0154	0.0284
CBZ	0.0040	0.0260	0.0080	0.0279	0.0240	0.0248	0.0303*		0.0320	0.0191	0.0273
CFZ	0.0032	0.0220	0.0046	0.0231	0.0203	0.0225	0.0237	0.0245		0.0164	0.0212
CAD	0.0012△	0.0328*	0.0038	0.0369*	0.0330*	0.0301*	0.0352*	0.0375*	0.0420*		0.0215
MJV	0.002[illegible]	0.0093	0.0060	0.0137	0.0077	0.0102	0.0143	0.0118	0.0120	0.0047	

* 重叠较大 △ 重叠较小

表 5 蝗虫食性指数及其严重值

系数 \ 蝗虫种类	CAI	ODA	ABP	OHC	DBF	MPZ	CDZ	CBZ	CFZ	CAD	MJV
禾-杂系数 GFI	0.993	−1.000	0.896	−0.280	−0.884	−0.903	−0.698	−0.572	−0.553	−0.796	−0.091
植物特化系数 PSI	0.661	0.654	0.636	0.513	0.773	0.654	0.626	0.612	0.520	0.828	0.500
植物价值系数 PVI	0.612	0.758	0.622	0.538	0.759	0.729	0.758	0.733	0.764	0.667	0.641
潜在严重值 SV_p	0.361	0.471	0.622	0.122	0.175	0.094	0.140	0.175	0.130	0.149	0.120
实际严重值 SV_r	448.8	983.3	17792.3	232.7	7226.8	5016.8	34146.6	1397.1	3291.8	133.7	171.0

中，杂草-禾草混合取食者有短星翅蝗（CAI）和鼓翅皱膝蝗（ABP）2 种；禾草-杂草混合取食者有狭翅雏蝗（CDZ）、小翅雏蝗（CFZ）、褐色雏蝗（CBZ）和红腹牧草蝗(OHC) 4 种；禾草取食者有亚洲小车蝗（ODA）、毛足棒角蝗（DBF）、白边雏蝗（CAD)和宽须蚁蝗（MPZ）4 种；混合取食者仅有条纹鸣蝗（MJV）。

植物特化系数反映蝗虫对食物种类的选择性。数值越接近 1，说明选择性越高，数值若低于 0.2 时，则说明对食物的选择性不强。根据计算，这 11 种蝗虫对食物都有一定的选择性（≥0.50 以上）。对食料植物选择性最强的是白边雏蝗（CAD）和毛足棒角蝗(DBF)，其次是亚洲小车蝗（ODA）和宽须蚁蝗（MPZ），再次为鼓翅皱膝蝗（ABP）和狭翅雏蝗（CDZ）。选择性最差的是条纹鸣蝗（MJV）、红腹牧草蝗（OHC）和小翅雏蝗(CFZ)。

植物价值系数可用来估计蝗虫的潜在经济危害性，该值越高，说明该种蝗虫取食的植物对家畜越有饲用价值，故而该种蝗虫在生产上的潜在威胁性越大。从表 5 看出，除红腹牧草蝗（OHC）之外，其它种蝗虫都有较大的植物价值系数，特别是小翅雏蝗（CFZ)、毛足棒角蝗（DBF)、亚洲小车蝗和狭翅雏蝗（CDZ）等均有较高植物价值系数。

从 Mulkern 等(1969)所提出的 3 个系数可以明显看出一些不够完善之处，禾-杂系数和植物特化系数的计算过于简单，仅仅考虑到蝗虫所利用的食物种类，而并没有考虑到每种所利用的食物所占的相对比例，这样就造成在食性划分上的粗糙和不严格之处。植物价值系数只考虑了蝗虫的食性，而没有考虑到蝗虫的食量即为害能力。在自然界和生产实践中蝗虫的食量和为害量比食性更为重要。因为事实上大部分蝗虫所取食的植物几乎都是家畜的饲草。

蝗虫个体和种群生物量是其食量和为害量的正相关函数。我们认为只有将蝗虫的植物价值系数与蝗虫生物量结合起来才能更好地反映蝗虫潜在的和实际的为害性。如果我们用 SV_p 来代表蝗虫的潜在严重值（Potential serious value, SV_p），$\bar{m}$ 代表蝗虫个体的平均体重，P_i 代表蝗虫对第 i 种植物的取食频率，G_i 代表第 i 种植物家畜采食等级，s 为食物种类数，则：

$$SV_p = \bar{m}\sum_{i=1}^{s} P_iG_i \quad (3)$$

由此可以得出蝗虫实际严重值（Realized serious value, SV_r）：

$$SV_r = SV_pD_i \quad (4)$$

式(4)中 D_i 为第 i 种蝗虫的平均密度或种群实际发生生物量。通过潜在严重值(SV_p）和实际严重值（SV_r）的计算，可以比较清楚地将共存于同一生态系统中的多种蝗虫的危害严重性加以定量地区别和划分。

从表 5 看出：11 种蝗虫的植物价值系数与潜在严重值（SV_p）和实际严重值(SV_r)反映的蝗虫经济重要性趋势是不同的。植物价值系数最大的是小翅雏蝗（CFZ)，其次为毛足棒角蝗（DBF)、狭翅雏蝗（CDZ）和亚洲小车蝗（ODA）等。潜在严重值最大的是个体较大的鼓翅皱膝蝗（ABP)、亚洲小车蝗（ODA）和短星翅蝗（CAI）；典型草原的三个优势种蝗虫：狭翅雏蝗（CDZ)、宽须蚁蝗（MPZ）和毛足棒角蝗（DBF）因个体较小潜在严重值并不是很大。从实际严重值的分析可以发现，在典型草原实际严重值最大

的是狭翅雏蝗（CDZ）和鼓翅皱膝蝗（ABP），其次是毛足棒角蝗（DBF）、宽须蚁蝗（MPZ）和小翅雏蝗（CFZ）。所以，康乐(1990)、康乐和陈永林(1992b)根据蝗虫生物量和能值所划分的优势种和亚优势种蝗虫的实际严重值都很高，可见这种划分是合理的。

（四）蝗虫营养生态位的分化 根据 Mulkern 等(1969)提出的禾-杂系数(Grass-Forb Index)的计算方法，内蒙古典型草原的 11 种蝗虫食性归类和营养生态位分化如前所述。

由于 Mulkern 等(1969) 提出的禾-杂系数（GFI）的计算方法仅仅考虑了蝗虫取食的植物种类数，而忽略了对每种食料植物的取食频率的计算，更没有包括一些蝗虫取食一定数量的小型节肢动物和真菌这一常见现象。所以，他对蝗虫食性的划分略显粗糙和不足。本文根据表 2 中蝗虫对植物取食相对频度的数值，采用主成分分析的方法，研究了 11 种蝗虫营养生态位的分化和食性的划分，结果如图 1 所示。根据主成分分析二维排序图，可将 11 种草原蝗虫划分成以下 5 类：

1. 禾草取食者（gramnivorous species）：几乎完全取食禾草，有亚洲小车蝗（ODA）和白边雏蝗（CAD），位于图 1 第 1 象限的右上方。

2. 禾草-杂草取食者（mixed gramnivorous species）：以取食禾本科植物为主，也可取食一些杂类草，有毛足棒角蝗（DBF）、宽须蚁蝗（MPZ）、褐色雏蝗（CBZ）、狭翅雏蝗（CDZ）和小翅雏蝗（CFZ），这些种类集中于图中第 1、第 2 象限靠近原点的部位。这类蝗虫中包括了典型草原的 3 个优势种和 1 个亚优势种。

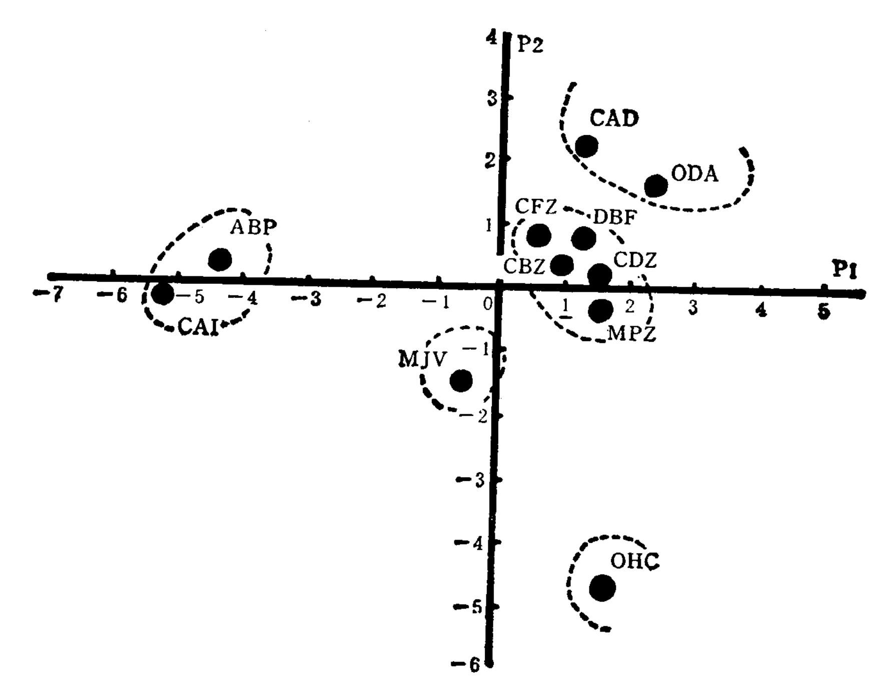


图 1 11 种蝗虫营养生态位分化主成分分析二维排序图

3. 杂草-禾草取食者（mixed forbivorous species）：以取食杂类草为主，也取食少量禾草，该类仅条纹鸣蝗（MJV）1 种，位于图中第 3 象限靠第 2 主成分轴的上部。

4. 杂草取食者 (forbivorous species), 几乎完全取食杂类草, 有短星翅蝗 (CAI) 和鼓翅皱膝蝗 (ABP) 2 种,靠近图中第 1 主成分轴的最左端, 包括了一个典型草原的亚优势种。

5. 杂食者 (phyto-carnivorous species): 既取食植物,也取食其它小型节肢动物或真菌。红腹牧草蝗 (OHC) 属于该类,位于图中第 2 象限的下端。

从上述的划分可以看出, 使用多元分析技术比 Mulkern 等 (1969) 的方法更能反映其客观差别。 如本文将条纹鸣蝗 (MJV) 和红腹牧草蝗 (OHC) 分别划分为单独的一类,把毛足棒角蝗 (DBF) 划归到禾草-杂草取食者中。

研究结果说明,草原蝗虫的营养生态位分化是明显的,没有两个蝗种的营养生态位是完全相同的。3 个优势种蝗虫虽然均为禾草-杂草取食者,但从表 2 中可以看出,它们在利用食料植物的种类和频率上仍存在一定程度的差别。另外,这 3 个种在发生时序上分别属于早期、中期和晚期(康乐、陈永林, 1992c), 这就形成了在利用相似或相同食物资源的时序上的分化。从蝗虫食物利用谱来分析, 尽管这 11 种蝗虫的营养生态位宽度有宽有窄,但每种蝗虫都可利用十余种食料植物。这说明,都有利用广泛食料资源的潜力,当食物资源充足时,它们利用最适于其生存和最方便利用的食物资源,导致营养生态位变窄, 当食物资源短缺或种群数量大暴发时,它们则尽量发挥其资源利用潜力, 促使生态位变宽,这就是为什么当蝗灾暴发时,草场植被被蝗虫取食殆尽的生态学原因。在正常情况下,多种蝗虫共存于草原生态系统中, 依靠着既相似又分化的生态位结构执行着初级消费者的功能和作用,营养生态位的多样性作为多种蝗虫间的相互作用关系,象空间和时间生态位一样,是蝗虫种类得以共存的生态学基础。

参　考　文　献

李鸿昌、席瑞华、陈永林　1983　内蒙古典型草原食性研究 I.罩笼供食下的取食特性。生态学报　3(3): 214—28。

李鸿昌、陈永林　1985　内蒙古典型草原蝗虫食性的研究 II. 在自然植物群落内的取食特性。 草原生态系统研究　第 1 集。154—165 页。科学出版社。

康乐　1990　草原放牧活动对蝗虫群落的影响　中国科学院动物研究所博士论文,1—170,北京。

康乐、陈永林　1992a　草原蝗虫食料植物叶片表皮显微结构的研究。 草原生态系统研究　第 4 集。125—139 页。科学出版社。

康乐、陈永林　1992b　典型草原蝗虫种群数量、生物量和能值的比较研究。草原生态系统研究　第 4 集。141—149 页。科学出版社。

康乐、陈永林　1992c　草原蝗虫时、空异质性的研究。草原生态系统研究　第 4 集。 109—123 页。科学出版社。

Pianka, E. R.　1976　竞争和生态位理论。梅, R. M 等著,理论生态学。116—143页(孙儒泳等 1980 年译)。科学出版社。

Bradshaw, A. D.　1969　In ecological aspects of the mineral nutrition of plant. *In*: Rorison, I. ed. An ecological viewpoint. 415—427. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Chapman, R. F.　1964　The structure and wear of the mandibles in some African grasshoppers. Proc. zool. Soc. London 142: 107—21.

Elton, C.　1927　Animal Ecology. Macmillan Company, New York.

Evans, E. W., Rogers, R. A. and Opferman, D. J.　1983　Sampling grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) on burned and unburned tallgrass prairie: night trapping vs. sweeping. *Environ. Ent.* 12: 1443—54.

Gangwere, S. K.　1961　A monograph on food selection in Orthoptera. Trans. *Amer. Ent. Soc.* 87: 67—230.

———— 1962　A Study of the feculae of Orthoptera, their specificity, and the role which the insects' mouthparts, alimentary canal, and food habits play in their formation. *Eos* 38:

247—62.

——— 1965 The Structural adaptations of mouthparts in Orthoptera and allies. *Eos* 41: 67—96.

——— 1966 The mechanical handling of food by the alimentary canal of Orthoptera and allies. *Eos* 41:247—69.

——— 1969 A combined short-cut technique to the study of food selection in Orthopteroidea. *Turtox News* 47:121—125.

Hansen, R. S. & Ueckert, D. N. 1970 Dietary similarity of some primary consumers. *Ecology* 51: 640—8.

Horn, H. S. 1966 Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Amer. Naturalist* 100:419—24.

Hurlbert, S. H. 1978 The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59(1):66—77.

Isely, F. B. 1941 Researches concerning Texas Tettigoniidae. *Ecol. Monogr.* 11:457—75.

——— 1944 Correlation between mandibular morphology and specificity in grasshoppers. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 37:57—67.

——— 1946 Differential feeding in relation to local distribution of grasshoppers. *Ecology* 27:128—138.

Isely, F. B. & Alexander, G. 1949 Analysis of insect food habits by crop examination. *Science* 109: 115—6.

Joern, A. 1982 Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers (Orthoptera:Acrididae). *Southw. Nat.* 27:197—209.

Levins, R. 1968 Evolution in changing environments. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.

MacArthur, R. H. & Levins, R. 1967 The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Naturalist* 101:377—85.

Mulkern, G. B. & Anderson, J. F. 1959 A technique for studying the food habits and preferences of grasshoppers. *J. Econ. Ent.* 52:342.

Mulkern, G. B., Anderson, J. F. & Brusven, M. H. 1962 Biology and ecology of North Dakota grasshoppers I. Food habits and preferences of grasshoppers associated with alfalfa fields. Res. Rep. *N. Dak. agric. Exp. Stn.* No. 7: 26pp., 6 figs.

Mulkern, G. B., Toczek, D. R. & Brusven, M. A. 1964 Biology and ecology of North Dakota grasshoppers II. Food habits and preferences of grasshoppers associated with the sand hill prairie. Res. Rep. *N. Dak. Agric. Exp. Sta.* Bull. No. 11:59pp., 9 Figs.

Mulkern, G. B., Pruess, K. P., Knutson H., Hagen, A. F., Capbell, J. B., Lambey, J. D. 1969 Food habits and preferences of grassland grasshoppers of the north central great plains. *North Dakota Agr. Exp. Sta. Bull.* No. 481:32pp.

Nelson, M. L. & Gangwere, S. K. 1981 A key to grasshopper food plants based on anatomical features. *The Michigan Botanist* 20:11—126.

Petraitis, P. S. 1979 Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology* 60:703—10.

Rodell, C. F. 1977 A grasshopper model for a grazingland ecosystem. *Ecology* 58:227—245.

Rogers, L. E. & Uresk, D. W. 1974 Food plant selection by the migratory grasshopper (*Melanoplus sanguinipes*) within a cheatgrass community. *Northwest Sci.* 48:230—4.

Schoener, T. W. 1970 Non-synchronous diet overlap of lizards in pachy habitats. *Ecology* 51: 408—418.

Sheldon, J. K. & Rogers, L. E. 1978 Grasshopper food habits within a shrub-steppe community. *Oecologia* 32:85—92.

Snow, B. K. & D. W. Snow 1972 Feeding Niches of Humming-birds in a Trinidad Valley. *J. Anim. Ecol.*, 41(2):471—85.

Southwood, T. R. E. 1978 Ecological methodswith particular reference to the study of insect populations. Chapman and Hall.

Tyrkus, M. 1971 The feasibility of use of caecal and diverticular coloration in field determination of grasshopper diet. *Mich. Entomol.* 4:14—22.

Tyrkus, M. & Gangwere, S. K. 1970 Studies on the feculae of selected Michigan Acrididae. *Mich. Entomol.* 3:118—28.

Ueckert, D. N. 1968 Seasonal dry weight composition in grasshopper diets on Colorado herbland. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 61:1539—44.

Ueckert, D. N. & Hansen, R. M. 1971 Dietary overlap of grasshoppers on sandhill rangeland in northeastern Colorado. *Oecologia* 8:276—95.

TROPHIC NICHE OF GRASSHOPPERS WITHIN STEPPE ECOSYSTEM IN INNER MONGOLIA

Kang Le　　Chen Yong-lin

(*Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing* 100080)

Microscopic examination of crop contents was used to determine the food preference of grasshoppers on typical steppe in Inner Mongolia. Results from the dietary analysis of 11 grasshopper species (Table 1) showed that 31 species of vascular plants, a species of fungus and mites were served as food sources (Table 3). The overlaps and breadths of trophic niches among these grasshopper species were studied by methods of popular indices (Table 2 & 4). On the basis of partition in utilization of food resources, the 11 grasshopper species were divided into 5 groups by the Principal Component Analysis: graminivorous, mixed graminivorous, mixed forbivorous, forbivorous and phytocarnivorous species (Fig. 1). The authors proposed a new concept and methods for measurement of potential and realized serious values of grasshopper species by combining average biomass of individual and realized biomass of population of grasshopper with their plant value indices. The concept and methods are very useful for the evaluation of economic importance of the grasshopper species in this region. The coexisted relationships among these grasshopper species within the ecosystem of typical steppe are discussed.

Key words　Grasshopper——niche—— food selection——utilization and partition of food resources——grassland ecosystem